Factores que determinan la heterogeneidad de la comunidad vegetal en diferentes escalas espaciales

Enrique J. Chaneton

IFEVA - CONICET. Departamento de Recursos Naturales, Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires, Av. San Martín 4453, 1417 Buenos Aires, Argentina

Introducción

Uno de los objetivos principales de la Ecología es dilucidar cuáles son los factores que determinan la heterogeneidad de la vegetación en distintas escalas (GLEASON, 1926; WHITTAKER, 1977; LEVIN, 1992; HUSTON, 1994). El concepto de *heterogeneidad* ha adquirido muchos significados diferentes en ecología, de acuerdo con el nivel de organización considerado y los métodos utilizados para caracterizarla (KOLASA Y ROLLO, 1991). La heterogeneidad de la vegetación es aquí definida como la variabilidad espacial de la composición de especies en un área de extensión conocida y representa el componente geográfico de la diversidad de especies vegetales (WHITTAKER, 1977; LOREAU, 2000; CRAWLEY Y HARRAL, 2001). La heterogeneidad vegetal resulta de la distribución espacial de las poblaciones de plantas en respuesta a la variación de los factores ecológicos que afectan el crecimiento, la supervivencia y la reproducción, y que actúan seleccionando cuáles especies pueden vivir en un sitio dado (GLEASON, 1926; WIENS, 1976). La heterogeneidad de la composición florística refleja tanto la presencia o ausencia de distintas especies, como los cambios en la abundancia relativa de las especies de un punto a otro del espacio.

La naturaleza de la heterogeneidad vegetal de los ecosistemas, así como la percepción de la misma, dependen de la escala espacial en la que el sistema es analizado. Un atributo de la vegetación que exhibe una alta variabilidad espacial en una escala análisis, puede parecer relativamente homogéneo en otras escalas de mayor o menor detalle. La heterogeneidad de las condiciones ambientales a su vez se manifiesta a través de una jerarquía de escalas ecológicas (WIENS, 1989; LEVINS, 1992). Por esta razón, la identidad de los principales factores determinantes de la heterogeneidad de la vegetación también varía con la escala espacial (GREIG-SMITH, 1979; SHMIDA Y WILSON, 1985; REED *ET AL.*, 1993; HUSTON, 1994). El interés por comprender la importancia de la escala de observación al analizar patrones y procesos ecológicos se desarrolló sobre todo durante los años '80 y '90 (WIENS, 1976, 1989; LEVIN, 1992), aunque el problema había sido formulado previamente (VER WATT, 1947; GREIG-SMITH, 1979). Actualmente se acepta que la comprensión de un fenómeno ecológico requiere considerar procesos que operan en distintas escalas espacio-temporales (WIENS, 1989; por Ej. BENGTSSON *ET AL.*, 2001) y que procesos ecológicos relevantes en una escala pueden tener escasa influencia sobre los patrones observados en

otras escalas (O'NEILL *ET AL.*, 1986; WIENS, 1989). El análisis de la heterogeneidad vegetal mediante protocolos que consideren explícitamente la existencia de patrones en diferentes escalas parece justificado (REED *ET AL.*, 1993), a pesar de que la mayoría de los estudios de campo sólo centran la atención sobre *una* escala de observación.

La Teoría de las Jerarquías (ALLEN Y STARR, 1982; ALLEN *ET AL.*, 1984; O'NEILL *ET AL.*, 1986) ofrece un marco conceptual para el análisis de sistemas biológicos cuyos componentes se disponen en diferentes niveles o subsistemas que operan en distintas escalas espacio-temporales. El concepto de *escala* ocupa un lugar central en esta teoría, (ver Caja Conceptual) ya que ayuda a definir con precisión los componentes y límites del sistema considerado y permite reconocer los dominios de interpretación para los patrones observados en un nivel jerárquico (ALLEN *ET AL.*, 1984). Los sistemas organizados jerárquicamente se caracterizan porque la estructura y dinámica de las entidades de un nivel no sólo dependen de las interacciones entre ellas y de los procesos activos en niveles jerárquicos inferiores, sino que además son controladas por el "ambiente" generado por las entidades de los niveles superiores (ALLEN Y STARR, 1982; O'NEILL *ET AL.*, 1986). Por ejemplo, la composición florística de una comunidad refleja las relaciones competitivas entre las especies a escala planta-planta, así como también el régimen de perturbaciones abióticas (URBAN *ET AL.*, 1987) y la composición de la flora en la escala del paisaje (ACKER, 1990).

Otra característica de los sistemas jerárquicos es que las entidades de los niveles superiores exhiben un comportamiento temporal más estable que los componentes de niveles inferiores (O'NEILL *ET AL.*, 1986). Por ejemplo, las propiedades del suelo asociadas al mosaico de comunidades vegetales en un paisaje cambian lentamente en la escala de décadas (SCHIMEL *ET AL.*, 1985). En cambio, la heterogeneidad microambiental que incide sobre el establecimiento de especies en una comunidad está sujeta a cambios muy frecuentes, en la escala de días, como resultado de los procesos demográficos, la actividad de herbívoros y la ocurrencia de perturbaciones de distinto origen (WATT, 1947; GRUBB, 1977; COFFIN Y LAUENROTH, 1988).

En este capítulo se analizan los factores determinantes de la heterogeneidad vegetal en ecosistemas de pastizal y su relación con el pastoreo en diferentes escalas espaciales. En primer lugar, se evalúan los principales controles de la heterogeneidad de la vegetación, incluyendo al pastoreo de grandes herbívoros, desde la escala regional hasta la escala de la planta individual. Esta síntesis se apoya en un modelo general sobre la importancia relativa de los factores bióticos y abióticos en la determinación de la heterogeneidad a diferentes escalas. En segundo lugar, se analizan los patrones de la relación vegetación-ambiente en un pastizal de la Pampa Deprimida y se utiliza este sistema para evaluar la influencia del pastoreo sobre la heterogeneidad observada en tres escalas: paisaje, comunidad y parche. Si bien el énfasis estará puesto sobre los sistemas donde dominan las formas de vida herbáceas, los principios

aquí discutidos son aplicables a otros biomas donde predominan plantas leñosas. Debe notarse, sin embargo, que las escalas relevantes para analizar la heterogeneidad vegetal se ajustan al tamaño modal de las formas de vida características de cada ecosistema.

Controles de la heterogeneidad en diferentes escalas

La importancia relativa de los factores ecológicos que inciden sobre la heterogeneidad de la vegetación cambia con la escala espacial considerada. Esta idea se traduce en un modelo conceptual (Fig. 1) que postula que la importancia relativa de los factores del hábitat como determinantes de la composición y diversidad de especies aumenta con la *extensión* (ver Caja conceptual: escala, grano y extensión espacial) de la escala de observación (Shmida y Wilson, 1985; Crawley y Harral, 2001). Dado que diferentes factores abióticos exhiben escalas de discontinuidad particulares (Reed *et al.*, 1993), la identidad de las variables asociadas con la heterogeneidad de la vegetación también cambia con la escala enfocada. De acuerdo con este modelo, las relaciones interespecíficas y factores autoecológicos como la forma de crecimiento y modo de dispersión de las especies, adquieren mayor relevancia a medida que se reduce la extensión de la escala de percepción (Fig. 1). Por otro lado, los efectos de masa generados por la dispersión de semillas entre hábitats vecinos ejercen una mayor influencia relativa sobre la heterogeneidad vegetal a escalas intermedias, donde las interacciones bióticas y el hábitat influirían de manera similar sobre la heterogeneidad (Fig. 1).

Este modelo no considera explícitamente el papel de las perturbaciones ya que éstas son en sí mismas fenómenos jerárquicos y sus efectos también dependen de la escala de análisis y el nivel de organización considerados (Allen y Starr, 1982; Urban *et al.*, 1987). Diferentes agentes de perturbación pueden afectar significativamente la heterogeneidad de la vegetación en distintas escalas (Auerbach y Shmida, 1987; Pickett *et al.*, 1989). El pastoreo es un factor de perturbación que moldea la estructura y el funcionamiento de la vegetación en la mayoría de los ecosistemas de pastizal. Por lo tanto, esta sección incluye una revisión de los variados efectos del pastoreo sobre la heterogeneidad vegetal (cf. Adler *et al.*, 2001). Este análisis concluye con una serie de hipótesis alternativas referidas al impacto del pastoreo sobre la relación vegetación-ambiente en distintas escalas espaciales.

Heterogeneidad espacial en sistemas herbáceos

Los pastizales tienen un alto potencial para ser heterogéneos en diversas escalas debido al reducido tamaño individual de las plantas que los componen. En general, la heterogeneidad vegetal en áreas extensas correspondientes a la escala regional o continental (Fig. 1), refleja la influencia de patrones macroclimáticos determinados por la variación latitudinal y longitudinal de la precipitación

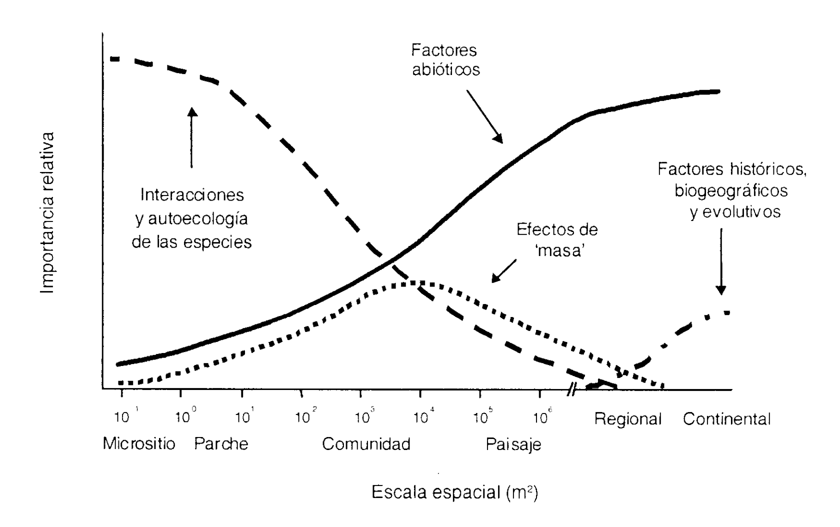


FIGURA 1. Modelo general de los factores determinantes de la heterogeneidad de la vegetación en diferentes escalas espaciales. El eje de ordenadas representa el porcentaje de la variación de la composición florística que sería explicado por los distintos factores según la escala de análisis considerada.

y las temperaturas (McNaughton, 1983; Sala *et al.*, 1988; Paruelo y Lauenroth 1996). En esas escalas, la heterogeneidad se manifiesta en forma de gradientes definidos por la abundancia de diferentes grupos funcionales de plantas (por Ej. pastos C3 *vs.* C4), la productividad primaria o la diversidad florística. En una región es posible distinguir paisajes caracterizados por distintos niveles de heterogeneidad fisiográfica, los cuales presentan diferencias más o menos notables en la heterogeneidad espacial de la vegetación (Jobbágy *et al.*, 1996; Perelman *et al.*, 2001). Tanto la composición como la riqueza de la flora regional dependen de procesos históricos y biogeográficos relacionados con la dinámica de migración de especies, las tasas de extinción, el uso de la tierra y las invasiones biológicas (Ricklefs y Schluter, 1993; McKinney y Lockwood, 1999; Chaneton *et al.*, 2002).

En la escala de paisaje (Fig. 1) la heterogeneidad de los pastizales suele estar determinada por la diferenciación de comunidades a través de gradientes ambientales asociados al relieve topográfico (Gibson y Hulbert, 1987; Milchunas *et al.*, 1989), el régimen de drenaje (Dix y Smeins, 1967), las propiedades físico-químicas del suelo (Belsky 1988) o combinaciones complejas de esas variables (Schimel *et al.*, 1985; Perelman *et al.*, 2001). Las perturbaciones abióticas como incendios o inundaciones pueden acentuar sustancialmente la variabilidad espacial y temporal del ambiente en la escala de paisaje. Por ejemplo, en las praderas de EE.UU. la frecuencia de incendios naturales interactúa con la topografía creando un mosaico de comunidades en diferentes estados de sucesión post-fuego (Gibson y Hulbert, 1987; Glenn *et al.*, 1992).

En la escala de paisaje adquieren mayor importancia los "efectos de masa" entre comunidades adyacentes (GLEASON, 1926; SHMIDA Y WILSON, 1985; ZOBEL, 1997). Los efectos de masa se refieren a que la presencia de ciertas especies en sitios donde las condiciones locales no serían las más apropiadas para su reproducción, puede ser mantenida por la inmigración de propágulos desde sitios vecinos donde las condiciones serían más favorables para ellas (SHMIDA Y WILSON, 1985). La interacción entre las propiedades del hábitat, las perturbaciones y los fenómenos de masa genera mosaicos dinámicos de vegetación en el paisaje y contribuye al mantenimiento de la diversidad en las comunidades locales (AUERBACH Y SHMIDA, 1987; ZOBEL, 1997; LOREAU, 2000). La influencia azarosa de los patrones de dispersión se superpone con los efectos más predecibles de la matriz abiótica creada por diferentes gradientes ambientales. Estos gradientes suelen explicar la mayor parte de la variabilidad observada en la composición y diversidad vegetal a escala de paisaje (Fig. 1; SHMIDA Y WILSON, 1985; CRAWLEY Y HARRAL, 2001).

En una escala de mayor detalle, las distintas comunidades aparecen integradas por "parches" caracterizados por una composición florística particular (WIENS, 1989). En la escala de comunidad existe una variación más o menos gradual en las condiciones del hábitat, la cual interactúa con diferentes factores bióticos en el control de la heterogeneidad vegetal (Fig. 1). La variabilidad interna de las comunidades de pastizales puede ser determinada por cambios sutiles en la topografía (STERLING *ET AL.*, 1984), fertilidad, pH o salinidad del suelo (GREIG-SMITH, 1979; BELSKY, 1983). La heterogeneidad de parches reflejaría la separación de nichos entre las especies que coexisten en una comunidad (TILMAN, 1982). La respuesta de las plantas al ambiente abiótico suele estar de todos modos condicionada por la presencia de otras especies (HUSTON Y DEANGELIS, 1994). Interacciones como la competencia y la facilitación pueden ejercer una fuerte influencia sobre el patrón espacial de la comunidad (FACELLI Y TEMBY, 2002; HOOPES Y HALL, 2002). Alternativamente, la división del hábitat y las interacciones interespecíficas podrían tener poca relevancia, mientras que otros factores bióticos como los patrones de propagación clonal (BELSKY, 1986) y la distancia de dispersión de semillas (TURNBULL *ET AL.*, 2004) podrían ser las causas principales de la heterogeneidad de parches observada. Por último, las perturbaciones generadas por la actividad de distintos animales cavadores pueden ser una fuente importante de heterogeneidad espacial en las comunidades herbáceas (PLATT, 1975; TILMAN, 1982; HOOBS Y MOONEY, 1991).

En escalas aún más detalladas (parche-micrositio, Fig. 1) la heterogeneidad es definida por el patrón de distribución de las plantas individuales, de modo que el tamaño individual, la arquitectura y el hábito de crecimiento de las especies suelen determinar la estructura del pastizal a escala fina (WATT, 1947; GREIG-SMITH, 1979). A medida que se achica la extensión y el grano de observación, la actividad biológica de las plantas actúa desacoplando la influencia del ambiente abiótico sobre la vegetación (WIENS, 1989). La heterogeneidad de mi-

crositios creada por las plantas afecta, a su vez, la dinámica de regeneración de las especies desde el banco de semillas del suelo (Grubb, 1977; Gibson, 1988b). Por otro lado, en algunos sistemas se ha observado que la distribución de especies a escala fina refleja los patrones de herbivoría (Hanley y Fenner, 1996) y los microdisturbios generados por invertebrados del suelo (Thompson *et al.*, 1993). En síntesis, puede resultar difícil establecer una relación causal entre la composición vegetal y la heterogeneidad de microhábitats (Fig. 1), ya que a escala pequeña la correspondencia vegetación-ambiente es sustancialmente modificada por las interacciones bióticas (Huston y DeAngelis, 1994) y por el efecto de las propias plantas sobre las condiciones microambientales (Gibson 1988, a, b; Hook *et al.*, 1991).

Efectos del pastoreo sobre la heterogeneidad espacial

El pastoreo de grandes herbívoros es uno de los principales agentes de perturbación en los pastizales de todo el mundo (Milchunas *et al.*, 1988). El patrón espacial del pastoreo depende de las decisiones de forrajeo y uso del hábitat de los herbívoros, las cuales se ajustan a una jerarquía de escalas ecológicas (Senft *et al.*, 1987). Los efectos del pastoreo sobre la estructura de la vegetación son mediados por una variedad de procesos que se manifiestan a diferentes escalas (Senft *et al.*, 1987; Milchunas *et al.*, 1988; Knapp *et al.*, 1999). Esos procesos comprenden la selección de áreas de alimentación, el comportamiento de forrajeo, el consumo selectivo de especies, la deposición de nutrientes, el pisoteo y la interacción con factores abióticos (clima, topografía, disponibilidad de agua, etc.) y con perturbaciones físicas como incendios, inundaciones o sequías. Por lo tanto, es razonable pensar que el pastoreo influya de diferente manera sobre la heterogeneidad de la vegetación según la escala considerada (Adler *et al.*, 2001).

ESCALA, GRANO Y EXTENSIÓN ESPACIAL

La detección de patrones en la naturaleza es función de la escala de investigación. En este contexto, la noción de *escala* hace referencia a la relación entre la extensión del universo de observación (*extent*), dictada por el área abarcada por el estudio, y el área de mínima resolución espacial (*grain*), dictada por el tamaño de la unidad de muestreo (Allen *et al.*, 1984; O'Neill *et al.*, 1986; Wiens, 1989). La extensión y el grano de observación determinan, respectivamente, los límites de resolución espacial superior e inferior de un estudio y por lo tanto restringen las inferencias de una investigación (Allen *et al.*, 1984). Por un lado, no es apropiado generalizar más allá de los límites del universo abarcado por el muestreo (a menos que se suponga que los patrones y procesos ecológicos son independientes de la escala). Por otro lado, no es posible detectar y analizar entidades más pequeñas que el grano con el cual se observa al sistema.

A escala regional, existen buenas evidencias de que el comportamiento migratorio estacional de herbívoros nativos (McNaughton, 1983) y la historia de uso de los pastizales para ganado doméstico (Mack y Thompson, 1982), han ejercido una fuerte influencia sobre la composición florística y diversidad de los pastizales. La existencia de patrones regionales en la estructura del pastizal asignables a la expansión del uso pastoril fue registrada por Darwin (1893) durante su travesía por la Región Pampeana. Darwin observó dos "tipos" de pastizal, uno de pastos altos y "duros" al sur del río Salado y otro de pastos cortos y "blandos" que se extendía hacia el norte del Salado. La interpretación de esa heterogeneidad como un resultado del uso antrópico, es apoyada por los cambios ocurridos en la frontera agropecuaria y la estructura del pastizal pampeano desde mediados del siglo XIX (Ghersa *et al.*, 1998).

El pastoreo puede afectar la heterogeneidad de la vegetación en la escala de paisaje de distintas maneras según el rango de variación espacial de la carga de pastoreo y la escala de los gradientes ambientales subyacentes (Adler *et al.*, 2001). La intensidad del pastoreo muchas veces covaría con la topografía generando un patrón de utilización del pastizal que acentúa las diferencias entre las comunidades de sitios bajos y altos del paisaje (Senft *et al.*, 1987; Glen *et al.*, 1992; Knapp *et al.*, 1999). En otros sistemas, el impacto del pastoreo cambia entre pastizales establecidos sobre diferentes tipos de suelo (Safford y Harrison, 2001). En sistemas áridos es frecuente que la intensidad de pastoreo varíe predeciblemente con la distancia a las fuentes de agua (Landsberg *et al.*, 2003). El pastoreo puede crear así marcados gradientes de vegetación en áreas que de otro modo se verían homogéneas a esa escala. En cambio, en otros casos se ha demostrado que el pastoreo reduce las diferencias florísticas entre comunidades situadas en diferentes posiciones del paisaje (Sala *et al.*, 1986; Milchunas *et al.*, 1989; Adler y Lauenroth., 2000).

Los estudios enfocados sobre una escala particular enfrentan un compromiso en cuanto a la definición del grano y la extensión. Cuando el objetivo es analizar patrones de gran extensión, es necesario expandir el universo de observación. Al mismo tiempo, suele aumentar el tamaño de la muestra individual, lo que causa la pérdida de resolución para detalles de escala fina (Wiens, 1989). Cuando se enfocan patrones en escalas de gran detalle, es necesario reducir el grano del muestreo y por razones logísticas, también suele reducirse la extensión del estudio, con la consiguiente pérdida de generalidad. Los estudios que abarcan múltiples escalas de análisis pueden seguir dos estrategias: (i) pueden variar sistemáticamente un aspecto del muestreo, por Ej. el grano, mientras que el otro se mantiene constante, o (ii) pueden cambiar ambos simultáneamente según las escalas de interés definidas *a priori*. En ambos casos se intenta revelar la existencia de patrones en diferentes escalas. El Cuadro 1 resume la estrategia utilizada para estudiar la heterogeneidad de un pastizal pampeano en tres escalas diferentes. La extensión y el grano fueron ajustados de acuerdo con los componentes de la vegetación (comunidades, parches, individuos) considerados en cada escala.

El pastoreo suele aumentar la diversidad de especies en la escala de comunidad (OLFF Y RITCHIE, 1998) y puede afectar la heterogeneidad de parches a través de mecanismos directos, como el consumo diferencial de especies y la excreción de nutrientes (MCNAUGHTON, 1983; DAY Y DETLING, 1990; STEINAUER Y COLLINS, 1995; CID Y BRIZUELA, 1998), o de mecanismos indirectos, como la salinización del suelo (SRIVASTAVA Y JEFFERIES, 1995). En ciertos casos, el aumento de la riqueza de especies inducido por el pastoreo refleja la mayor variabilidad de la composición florística entre los parches de la comunidad (OLFF Y RITCHIE, 1998; ADLER *ET AL.,* 2001), mientras que en otros casos está asociado a una mayor aglomeración de especies en escalas reducidas (CHANETON Y FACELLI, 1991). En pastizales áridos, las especies más palatables suelen estar asociadas con especies poco palatables que actúan como "refugios" y cuya distribución espacial afecta el patrón de pastoreo dentro de la comunidad (MILCHUNAS Y NOY-MEIR, 2002). El consumo selectivo de los herbívoros puede crear y mantener mosaicos de vegetación, donde parches sobrepastoreados alternan con otros ligeramente pastoreados (MCNAUGHTON, 1983; CID Y BRIZUELA, 1998). En muchos sistemas el pastoreo intenso favorece el crecimiento de pastos rastreros cuya expansión clonal genera parches bien definidos sobre una matríz multiespecífica (MCNAUGHTON, 1983; BELSKY, 1983, 1986). Si bien tales efectos se retroalimentarían provocando un aumento de la heterogeneidad espacial (ADLER *ET AL.,* 2001), también se ha observado que la herbivoría puede reducir la heterogeneidad de la comunidad, especialmente cuando se ve favorecida la dominancia de unas pocas especies resistentes al pastoreo (MILCHUNAS Y LAUENROTH, 1989; GLENN *ET AL.,* 1992) y/o la colonización masiva de especies oportunistas (CHANETON Y FACELLI, 1991).

El pastoreo ejerce un fuerte impacto sobre la heterogeneidad a pequeña escala. El pastoreo incrementa la diversidad de micrositios para el establecimiento de especies a través del pisoteo, la deposición de heces, la remoción de biomasa y la fragmentación de matas de pasto (COFFIN Y LAUENROTH, 1988; GIBSON, 1988 A, B). El pisoteo puede aumentar o reducir la heterogeneidad microtopográfica según la carga de herbívoros y la arquitectura de las especies dominantes (GIBSON, 1988A). En algunos casos, la competencia generada por el crecimiento lateral de los pastos resistentes al pastoreo reduce la disponibilidad de micrositios seguros para el reclutamiento de otras especies, reduciendo la heterogeneidad florística (MILCHUNAS Y LAUENROTH, 1989). En cambio, en pastizales donde dominan los pastos altos, la defoliación puede crear un diseño heterogéneo de claros en el canopeo que permite la emergencia de muchas especies distintas (GRUBB, 1977). En general, los micrositios creados por la deposición de heces y el pisoteo aumentan la heterogeneidad a escala fina. ya que constituyen focos de colonización de especies fugitivas, cuya persistencia depende de la dinámica de esas microperturbaciones (COFFIN Y LAUENROTH, 1988).

Los efectos del pastoreo sobre la heterogeneidad vegetal discutidos en los párrafos anteriores sugieren que el pastoreo puede alterar las relación espacial entre la composición florística y los factores abióticos observada en una escala

particular. Esto implica que el grado de correlación vegetación-ambiente en el modelo inicial (Fig. 1) podría ser modificado por la acción del pastoreo. En la Figura 2 se proponen diferentes hipótesis acerca de la posible influencia del pastoreo sobre la relación vegetación-ambiente en diferentes escalas. Estas hipótesis enfatizan tres aspectos importantes. Primero, el pastoreo puede modificar la intensidad de la asociación espacial entre la composición florística y el ambiente abiótico (Fig. 2a). Segundo, el efecto del pastoreo sobre la relación vegetación-ambiente podría depender de la escala de observación (Fig. 2b). Tercero, la correlación vegetación-ambiente y los efectos del pastoreo sobre la misma podrían no ser lineales (Fig. 2c).

Una evaluación cuantitativa rigurosa de estas hipótesis requiere de un protocolo de muestreo intenso que permita describir, en presencia y ausencia de pastoreo, la variabilidad espacial de la vegetación y del ambiente en distintas escalas, utilizando las mismas variables de respuesta pero cambiando el *grano* y/o la *extensión* del muestreo según la escala enfocada (ver Caja Conceptual). Esa información no ha sido publicada para ningún ecosistema de pastizal. Aquí se realizará una primera evaluación cualitativa de los modelos planteados (Fig. 2), utilizando datos disponibles para un pastizal inundable del centro de la Pampa Deprimida.

Heterogeneidad de la vegetación en la Pampa Deprimida

La Pampa Deprimida es una de las mayores extensiones del mundo ocupada por pastizales naturales. El pastizal comprende un mosaico de comunidades vegetales (Burkart *et al.*, 1990), con una gran diversidad de plantas nativas y exóticas (Perelman *et al.*, 2001; Chaneton *et al.*, 2002). El clima de la región es templado húmedo, con una precipitación media anual *ca* 980 mm. El paisaje se caracteriza por su relieve plano y la ocurrencia periódica de inundaciones, cuya intensidad y duración cambia con la posición topográfica. El mosaico de suelos dominantes también está asociado a la heterogeneidad del relieve topográfico. Las áreas bajas inundables presentan suelos arcillosos formando complejos hidro-halomórficos, mientras que las áreas más altas tienen suelos arenosos bien drenados (Lavado y Taboada, 1987; Batista y León, 1992). Estos pastizales son manejados para pastoreo vacuno en potreros de gran extensión. El pastoreo doméstico ejerce un impacto significativo sobre la estructura y el funcionamiento del ecosistema (Sala *et al.*, 1986; Lavado y Taboada, 1987; Chaneton *et al.*, 1996, 2002; Rusch y Oesterheld, 1997).

Con el objeto de caracterizar la heterogeneidad de la vegetación en relación con diferentes factores ambientales y con la presencia de grandes herbívoros, se llevaron a cabo estudios en un pastizal localizado en el centro de la Pampa Deprimida, cerca de Pila, Pcia. de Buenos Aires. El total del área estudiada se encontraba sujeta al pastoreo vacuno con una carga media de 0,55 animales/ha año. El análisis de la heterogeneidad comprendió tres escalas: paisaje,

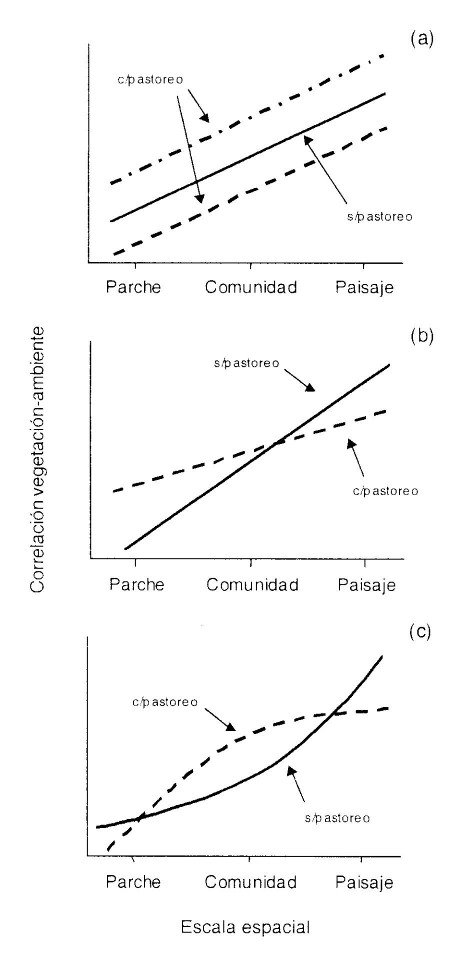


FIGURA 2. Efectos hipotéticos del pastoreo sobre la relación entre la heterogeneidad de la vegetación y la variación del ambiente abiótico a diferentes escalas. Los modelos en el panel (a) suponen que el efecto del pastoreo es independiente de la escala espacial de observación (aunque puede aumentar o reducir la correlación vegetación-ambiente), mientras que en los otros paneles se supone que el efecto del pastoreo varía con la escala, ya sea en forma lineal (b) o no lineal (c). El "efecto" del pastoreo es la diferencia entre las líneas continua y rayada.

comunidad y parche (Fig. 3). La escala de *paisaje* fue representada por una superficie de varias hectáreas cuya heterogeneidad está definida por diferentes comunidades y por la presencia de suaves gradientes topográficos. La escala de *comunidad* abarcó una extensión de ~1 ha con topografía nivelada y una heterogeneidad definida por cambios sutiles en la abundancia de las especies. La escala de *parche* estuvo referida a la distribución de las especies sobre distancias menores a 10 m (Fig. 3).

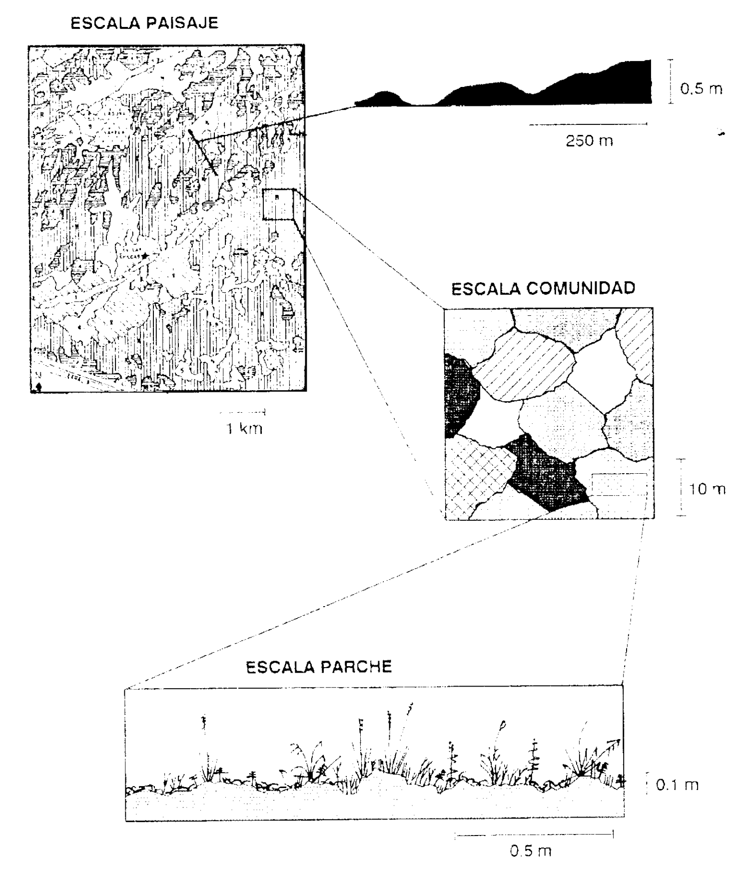


FIGURA 3. Escalas de observación de la heterogeneidad espacial de la vegetación consideradas en este trabajo para un pastizal natural del centro de la Pampa Deprimida.

El análisis de la heterogeneidad involucró cambios en la extensión y el grano del muestreo de acuerdo con la escala de observación considerada (Cuadro 1).

CUADRO 1. Escalas y protocolos de muestreo utilizados para analizar la heterogeneidad espacial en un pastizal de la Pampa Deprimida (ver texto).

Escala de observación	Extensión del muestreo	Grano de muestreo	Distancia mínima	Número de muestras
Paisaje	5×10^4 m^2	10 m^2	20-40 m	24
Comunidad	5×10^3 m^2	1 m^2	10 m	54
Parche	10 m^2	10 cm^2	0,1 cm	100

Escala de paisaje

La heterogeneidad a escala de paisaje fue caracterizada mediante 24 censos florísticos realizados a lo largo de tres transectas (200-400 m) localizadas dentro del mismo potrero bajo pastoreo continuo. Cada censo representó un "stand" de vegetación. El ordenamiento multivariado de los censos por análisis de correspondencia (GAUCH, 1982), basado en la frecuencia local de 62 especies, permitió discriminar cuatro grupos de "stands" (Fig. 4a). La delimitación de esos grupos fue confirmada mediante análisis de clasificación por especies indicadoras (TWINSPAN; GAUCH, 1982). Los grupos de "stands" definidos a lo largo del eje 1 del ordenamiento fueron asignados a diferentes tipos de comunidades vegetales (C3, C2 y B3) según la clasificación propuesta por BURKART *ET AL.* (1990) para los pastizales de la región. Esas comunidades estuvieron caracterizadas por conjuntos de especies con una distribución definida sobre el plano de ordenamiento (Fig. 4a).

En este análisis se descartó el eje AC 2 porque mostró una fuerte asociación cuadrática con el eje AC 1, resultado de la presencia un gradiente florístico muy dominante (GAUCH, 1982). El eje 3 de ordenamiento mostró diferencias florísticas de menor magnitud entre dos grupos de censos situados en un extremo del eje AC 1 (Fig. 4a; autovalores: eje 1 = 0,464, eje 3 = 0,137). Esa heterogeneidad reflejó la existencia de un mosaico de dos fases en la comunidad B3, determinado por un cambio en la frecuencia relativa de pastos con distintas formas de crecimiento. La fase B3a del mosaico estuvo dominada por varios pastos altos dispersos sobre una matríz de pastos cortos, mientras que la fase B3b se caracterizó por un tapiz homogéneo de pastos cortos (Fig. 4a).

La topografía del paisaje, relevada con nivel de anteojo a lo largo de las tres transectas de vegetación, abarcó un rango de alturas de sólo 30,4 cm y pendientes máximas de 0,15%. El paisaje incluyó sitios bajos con depresiones cóncavas, sitios intermedios de pendiente suave y sitios más altos con relieve plano-convexo. A pesar de la chatura del relieve, la posición de los censos sobre el principal gradiente florístico (eje AC1) estuvo fuertemente asociada a la altura topográfica relativa (Fig. 4b). Esto significa que las tres comunidades delimitadas ocuparon, en promedio, diferentes posiciones topográficas. Las dos fases del mosaico de la comunidad B3 no presentaron diferencias consistentes en altura topográfica. La variación de la composición del pastizal sobre el gradiente topográfico fue acompañada por cambios predecibles en la diversidad. El número de especies de pastos nativos, así como el total de especies exóticas (en su mayoría dicotiledóneas), aumentó con la altura topográfica relativa (Fig. 4c). En cambio, la diversidad de dicotiledóneas nativas decreció levemente hacia los sitios más elevados de este paisaje.

Este análisis muestra un sentido de variación dominante en la composición florística del pastizal que está estrechamente asociado con el relieve del paisaje. La existencia de pequeñas variaciones topográficas puede afectar el régimen de humedad del suelo (DIX Y SMEINS, 1967; SCHIMEL *ET AL.*, 1985) y, sobre

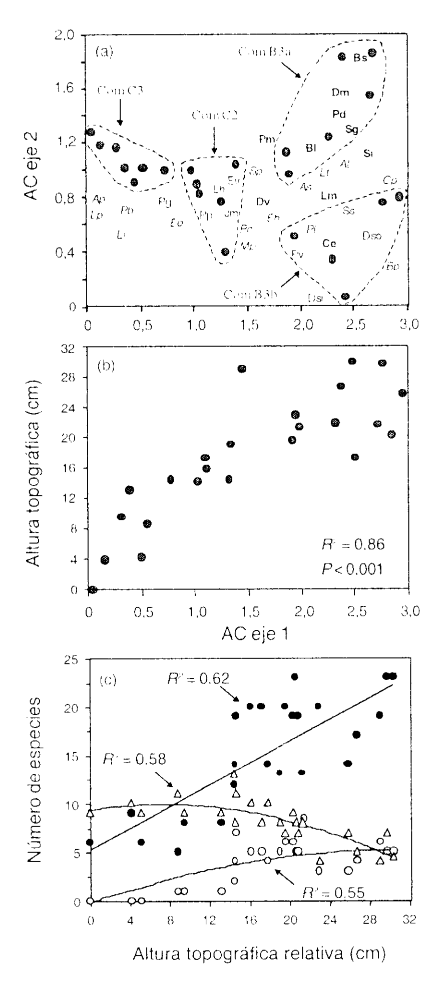


FIGURA 4. Heterogeneidad del pastizal y su relación con el relieve topográfico en la escala de paisaje. (a) Comunidades vegetales definidas por el ordenamiento de censos y especies por análisis de correspondencias (AC). Se indica la posición de varias especies dicotiledóneas (en itálica) y graminoides (pastos altos en negrita). (b) Correlación entre la posición de los censos sobre el primer eje de ordenamiento y la altura topográfica relativa. R_s = índice de correlación de Spearman. (c) Relación entre la riqueza florística y la altura topográfica. Se muestra la curva de mejor ajuste para especies exóticas (círculos vacíos), pastos nativos (círculos negros) y dicotiledóneas nativas (triángulos vacíos). Todas las regresiones son significativas ($P < 0.0001$). Especies: Ap = *Alternanthera philoxeroides*, At = *Ambrosia tenuifolia*, As = *Aster squamatus*, Bp = *Baccharis pingraea*, Bs = *Briza subaristata*, Bl = *Bothriochloa laguroides*, Cp = *Centaurium pulchellum*, Ce = *Chaetotropis elongata*, Dm = *Danthonia montevidensis*, Dv = *Deyeuxia viridiflavescens*, Dso = *Distichlis scoparia*, Dsi = *Distichlis spicata*, Ev = *Eleocharis viridans*, Ee = *Eryngium ebracteatum*, Eh = *Eryngium echinatum*, Jm = *Juncus microcephalus*, Lh = *Leersia hexandra*, Lt = *Leontodon taraxacoides*, Li = *Lilaeopsis sp.*, Lm = *Lolium multiflorum*, Lp = *Ludwigia peploides*, Mp = *Mentha pulegium*, Pb = *Pamphalea bupleurifolia*, Pg = *Panicum gouinii*, Pm = *Panicum milioides*, Ps = *Panicum sabulorum*, Pp = *Paspalidium paludivagum*, Pd = *Paspalum dilatatum*, Pv = *Paspalum vaginatum*, Pc = *Phyla canescens*, Pl = *Plantago lanceolata*, Sg = *Setaria geniculata*, Sp = *Spilanthes stolonifera*, Si = *Sporobolus indicus*, Ss = *Stenotaphrum secundatum*, St = *Stipa philipii*.

todo, la frecuencia y duración de los períodos de anegamiento y sequía estival (Lavado y Taboada, 1987). Estos factores ambientales determinarían los cambios en la abundancia de las especies entre comunidades situadas a lo largo del gradiente topográfico. Trabajos anteriores habían sugerido que el régimen de inundación contribuye al mantenimiento de la heterogeneidad de estos pastizales (Collantes *et al.*, 1988; Burkart *et al.*, 1990; Perelman *et al.*, 2001). Sin embargo, es posible que otros factores abióticos que covarían con la topografía, como profundidad, pH y contenido de nutrientes del suelo, también influyan sobre la distribución de las especies a escala de paisaje (Collantes *et al.*, 1988; Perelman *et al.*, 2001). El mosaico de "stands" detectado en la comunidad B3 (Fig. 4a) podría estar asociado a cambios en un factor ambiental de menor jerarquía que no fue considerado en este estudio, como por ejemplo la salinidad subsuperficial (Burkart *et al.*, 1990; Batista y Leon, 1992).

Para evaluar la influencia del pastoreo sobre la heterogeneidad del pastizal en la escala de paisaje, se compararon dos comunidades (C2 y B3, Fig. 4a) situadas en distintas posiciones topográficas, bajo condiciones de pastoreo continuo y exclusión prolongada del pastoreo (> 6 años de clausura). Cada situación fue representada por un "stand" de 1 ha, donde se estimó la cobertura de las especies durante cuatro años (Chaneton *et al.*, 2002). Las diferencias florísticas entre comunidades, en presencia y ausencia de pastoreo, fueron estimadas por el porcentaje de disimilitud de Bray-Curtis (Gauch 1982). El análisis mostró que la exclusión del pastoreo aumentó la disimilitud florística entre comunidades de 46% (pastoreo) a 63% (clausura) (t = 3,51, P < 0,05, n = 4 años). Se registraron en total 60 especies bajo pastoreo y 55 especies en las clausuras. Esto indica que la mayor disimilitud entre comunidades observada en ausencia de pastoreo no reflejó diferencias sustanciales en la diversidad de especies. Por lo tanto, el pastoreo actuó reduciendo la heterogeneidad espacial de la vegetación en la escala de paisaje.

El impacto del pastoreo sobre la heterogeneidad en esta escala sería mediada por dos procesos: (i) la eliminación selectiva de pastos altos palatables que tienden a dominar en diferentes posiciones topográficas en ausencia de pastoreo; (ii) la colonización generalizada de dicotiledóneas exóticas y nativas que codominan el pastizal pastoreado junto con varios pastos rastreros (Sala *et al.*, 1986; Chaneton *et al.*, 2002). Este grupo de dicotiledóneas exhibe una distribución amplia en el paisaje, pero su abundancia y diversidad dependen del impacto del pastoreo doméstico sobre el canopeo vegetal (Facelli, 1988; Chaneton y Facelli, 1991; Rusch y Oesterheld, 1997). La heterogeneidad del pastizal reflejaría un mayor control del ambiente abiótico sobre la vegetación en ausencia de herbívoros. La exclusión prolongada del pastoreo aumentaría la intensidad local de la competencia entre especies con distinto grado de tolerancia a las inundaciones (Sala *et al.*, 1986).

Escala de comunidad

Las relaciones vegetación-ambiente en la escala de comunidad fueron

estudiadas en un área ocupada por la comunidad C2 (ver Fig. 4a). Para evaluar el efecto del pastoreo sobre la heterogeneidad interna de la comunidad, se compararon dos parcelas vecinas con diferente historia previa de pastoreo. Una parcela había sido pastoreada en forma continua por más de 30 años, mientras que la otra permaneció clausurada al pastoreo durante 16 años. En cada parcela se estableció una grilla con 54 estaciones de muestreo, separadas por 10 m, abarcando una superficie de ~0,5 ha (Cuadro 1). En cada estación se estimó la cobertura aérea de las especies en un marco de 1 m^2 y se extrajeron muestras de suelo para determinar pH, carbono orgánico, nitrógeno total, fósforo extractable, cationes y conductividad eléctrica. Además, se relevó la variación topográfica (altura relativa) con un nivel de anteojo.

El pastizal pastoreado presentó una importante cobertura relativa de especies dicotiledóneas (31% *vs.* graminoides = 69%), mientras que la exclusión del pastoreo aumentó la dominancia de las graminoides (86 % *vs.* dicotiledóneas = 14%). El número de especies fue similar en ambas situaciones (pastoreo = 51, clausura = 55), pero el número de especies por muestra (n = 54) fue mucho mayor bajo pastoreo que dentro de la clausura (21,1 *vs.* 10,7 spp., respectivamente). La heterogeneidad espacial se estimó mediante el índice de *diversidad beta* de Whittaker (β = [no. spp. total/no. spp. promedio]-1) (MAGURRAN, 1988). Este índice reveló que la composición del pastizal clausurado fue mucho más variable en el espacio (β = 4,1) que la del pastizal pastoreado (β = 1,4). La diversidad de especies dominantes por m^2, estimada por el índice de SIMPSON (MAGURRAN, 1988), mostró que los parches de la comunidad bajo pastoreo tuvieron casi el triple de especies entre las dominantes que los del pastizal clausurado (Fig. 5). En ausencia de grandes herbívoros, la comunidad estuvo formada por parches fuertemente dominados por unas pocas especies (ver Fig. 5b).

La asociación entre la composición de especies y las condiciones ambientales fue evaluada mediante análisis de correspondencia canónica (ACC), seguido del análisis de correspondencia de la variación florística residual (ACR). El ACC produce un ordenamiento simultáneo de censos, especies y variables ambientales, lo que permite detectar los sentidos de variación florística que están mejor correlacionados con los factores del hábitat cuantificados (JONGMAN *ET AL.*, 1987). A partir de este análisis se estimó el porcentaje de la heterogeneidad de la comunidad asociada al ambiente en cada situación de pastoreo. Además, se examinó la variación florística residual, cuyo análisis (ACR) refleja la heterogeneidad espacial que sería asignable a otros factores no considerados en la descripción del ambiente (CHANETON, 1995).

El ACC incluyó 32 especies del pastizal pastoreado y 21 especies del clausurado. La varianza total de la composición florística explicada por los dos primeros ejes de ACC y ACR (que resume la principal variación no azarosa que aparece asociada y no asociada al ambiente abiótico, respectivamente) fue similar bajo condiciones de pastoreo (62%) y clausura prolongada (58%). Sin embargo, la proporción de la heterogeneidad florística atribuible a la variación

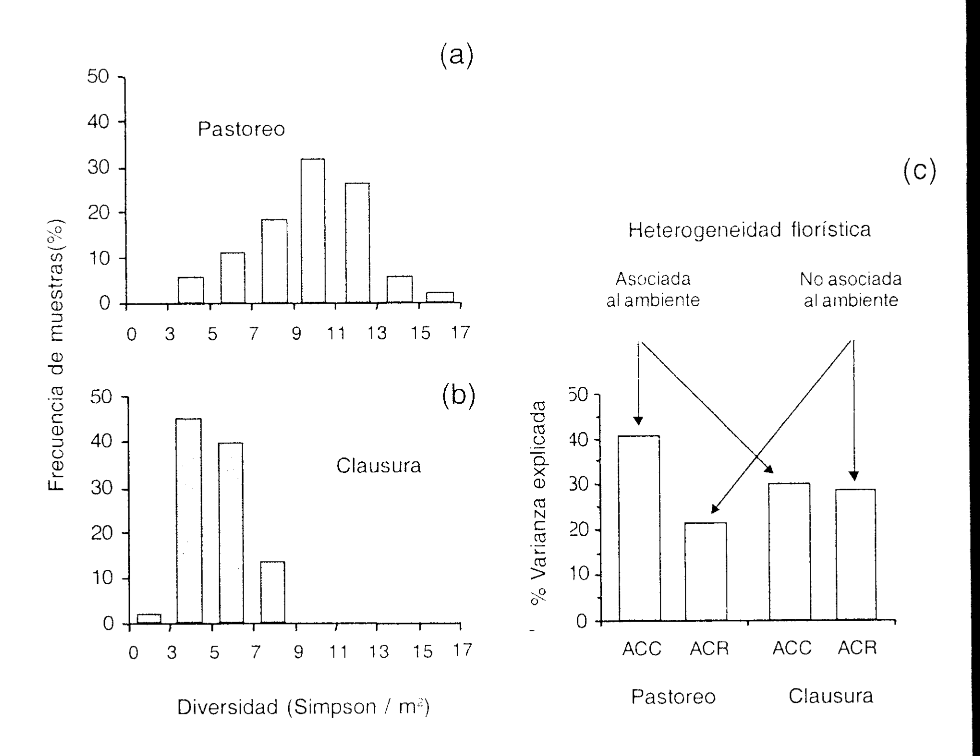


FIGURA 5. Heterogeneidad de la comunidad vegetal en condiciones de (a) pastoreo continuo y (b) clausura prolongada, caracterizada por la distribución de la diversidad de especies dominantes (índice de Simpson, D^{-1}) en muestras de 1 m² (n = 54). (c) Resultados del análisis de correspondencia canónica (ACC) y del análisis de correspondencia de la variación residual (ACR) resumidos a través de la varianza total explicada por los primeros dos ejes de cada ordenamiento. Los ejes del ACC reflejan la correlación entre la composición florística y 12 variables ambientales medidas en 25 parches de la comunidad. Los ejes del ACR resumen la variación florística que no estuvo asociada a los factores abióticos medidos.

local del ambiente abiótico fue un 10% mayor en el pastizal pastoreado (ACC, Fig. 5c). En cambio, la variación florística no atribuible a los factores ambientales medidos, tuvo un mayor peso relativo en el pastizal clausurado (ACR, Fig. 5c).

La variabilidad espacial de los factores ambientales, en promedio, no exhibió grandes diferencias entre el pastizal pastoreado (cv = 3-31%) y el clausurado (cv = 3-38%). Sin embargo, las variables de fertilidad (C, N, P) y la salinidad (a 25 cm) fueron un 5-14% más variables dentro de la clausura (VER CHANETON, 1995). La principal heterogeneidad florística del pastizal pastoreado (ejes ACC 1 y 2) estuvo asociada a cambios en el pH y el contenido de P del suelo superficial. En cambio, en el pastizal clausurado, la principal variación florística asociada al ambiente (eje ACC 1) se correlacionó con los niveles de C y N del suelo, mientras que el segundo componente de la heterogeneidad (eje ACC 2)

reflejó cambios en el pH y la salinidad subsuperficial. El relieve topográfico no estuvo asociado con la heterogeneidad de la comunidad en ninguna de las dos situaciones de pastoreo.

En conjunto, estos resultados indican que el pastoreo también redujo la heterogeneidad espacial del pastizal en la escala de comunidad. No obstante, el pastoreo aumentó el grado de correspondencia entre la composición de especies y la heterogeneidad del ambiente abiótico en esta escala. La correlación vegetación-ambiente bajo pastoreo involucró un gradiente florístico con una alta diversidad local de especies. La mayor diversidad bajo pastoreo sería favorecida no sólo por la reducción de la competencia por efecto de la defoliación (Sala *et al.*, 1986; Rusch y Oesterheld, 1997), sino también por la división de hábitats entre las especies resistentes al pastoreo. En cambio, la estructura espacial más heterogénea del pastizal clausurado involucró cambios abruptos en la identidad de las especies dominantes entre los distintos parches de la comunidad. Esa heterogeneidad reflejaría principalmente la influencia de factores bióticos, como la competencia o los patrones de dispersión a corta distancia, y en menor medida las discontinuidades medidas en el ambiente edáfico.

Escala de parche

La microheterogeneidad del pastizal fue examinada en las mismas parcelas (pastoreada y clausurada) de la comunidad C2 utilizadas en la escala de comunidad. En cada parcela se establecieron al azar tres transectas de 10 m de largo y a lo largo de cada una se registró el perfil microtopográfico con un dispositivo de agujas verticales con una resolución de 10 cm (Sterling *et al.*, 1984). Además, sobre cada transecta se midió la cobertura basal de todas las especies. Esto permitió describir en forma precisa la estructura fina de la vegetación y registrar la heterogeneidad del relieve del suelo.

La cobertura basal de plantas fue mayor en el pastizal pastoreado (36,2 ± 0,76 %) que en el clausurado (27,4 ± 1,9 %), mientras que la variabilidad espacial de la cobertura basal a escala de 10 cm fue menor bajo pastoreo (cv = 0,54, n = 3) que en el área clausurada (cv = 0,76, n = 3). En la clausura, los espacios de suelo desnudo entre las bases de las plantas estuvieron tapados por un densa capa de material muerto. Las curvas de acumulación de especies (Fig. 6a) mostraron que el pastizal pastoreado tuvo una mayor riqueza florística en todo el rango de escalas considerado. El número de especies registrado fue 2-3 veces mayor bajo pastoreo, aún en escalas menores al metro lineal. Considerando el grano de resolución más pequeño del muestreo, la exclusión del pastoreo redujo la diversidad promedio de 3,0 a 1,3 especies/10 cm. En esta escala, la heterogeneidad florística estimada por la *diversidad beta* de Whittaker fue calculada para un grano de 10 cm sobre cada transecta. Este análisis mostró que la heterogeneidad espacial promedio a esa escala fue algo menor en el pastizal pastoreado (β = 10,0) que en el clausurado al pastoreo (β = 11,8).

La exclusión prolongada del pastoreo modificó drásticamente la microtopografía del suelo (Fig. 6b-c). La heterogeneidad del relieve microtopográfico fue mucho menor en el pastizal pastoreado (desvío estándar = 0,8-2,7 cm; rango/transecta = 5-17 cm, n = 3) que en el pastizal clausurado (desvío estándar = 5,1-6,3 cm; rango/transecta = 21-31 cm, n = 3). A pesar de la persistencia de varios pastos altos, el campo pastoreado mostró un microrrelieve mucho más uniforme y con algunos montículos dispersos (Fig. 6b), creados por la deposición de heces. La presencia de especies dicotiledóneas en la comunidad pastoreada

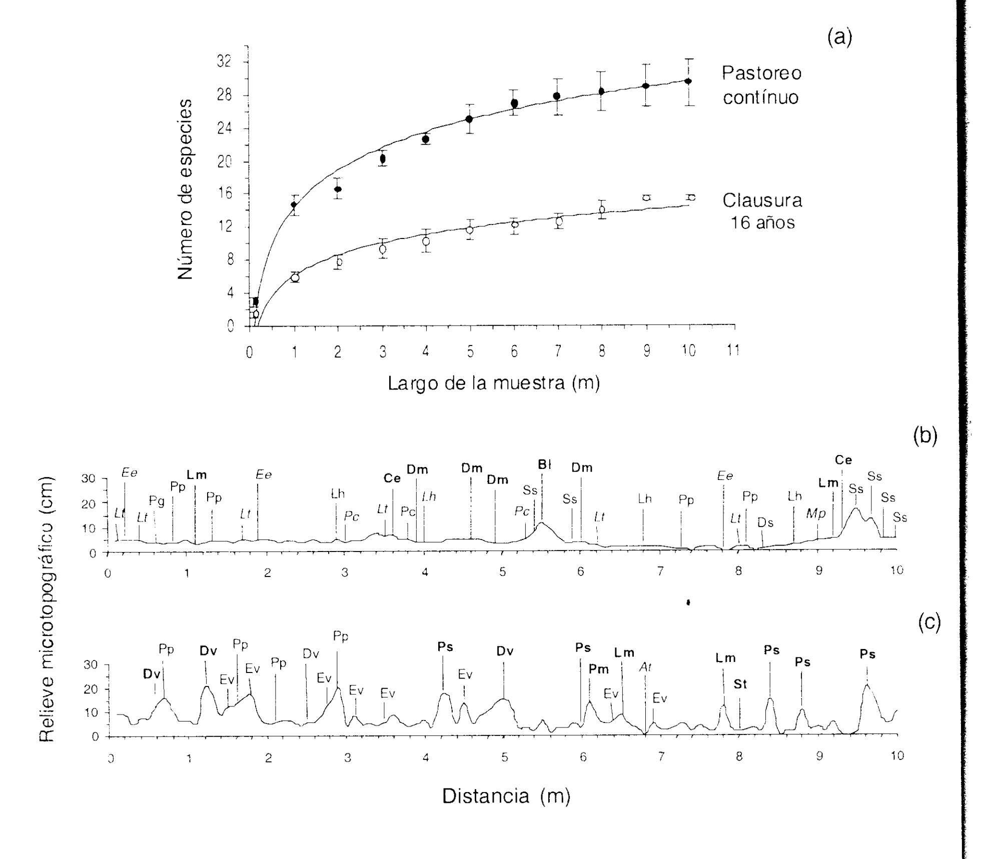


FIGURA 6. Heterogeneidad del pastizal en la escala de parche. (a) Curvas de acumulación de especies obtenidas con una resolución de 10 cm a lo largo de transectas de 10 m. Se indican los valores promedio por cada metro de transecta (n = 3). (b–c) Relieve microtopográfico y distribución de las especies sobre transectas representativas del pastizal pastoreado (b) y clausurado (c). Se muestran sólo las intercepciones $\geq$ 3 cm; pastoreo = 13 spp. y clausura = 7 spp. Ver códigos de las especies en la leyenda de la Fig. 4.

no mostró una relación consistente con la variación microtopográfica. En ausencia de pastoreo, el pastizal presentó numerosos montículos de variada altura, en su mayoría asociados con matas de gran tamaño formadas por los pastos altos (Fig. 6c). Especies graminoides de menor tamaño y unas pocas dicotiledóneas ocuparon los intersticios entre los montículos.

Estos resultados muestran que el pastoreo simplificó el diseño microtopográfico, efecto que habría sido mediado en parte por la menor influencia de las plantas sobre la estructura del microhábitat. Esto tendió a disminuir la heterogeneidad del pastizal en la escala de parche. En un trabajo anterior, SALA ET AL. (1986) mostraron que el pastoreo achata el canopeo foliar a menos de 10 cm de altura y reduce el tamaño promedio de las matas de pastos, causando la "atomización" de la estructura del pastizal. El pastoreo fragmenta las matas de los pastos altos y favorece la propagación vegetativa de pastos rastreros. Esta alteración de la estructura facilita el reclutamiento de muchas dicotiledóneas oportunistas (FACELLI, 1988; RUSCH Y OESTERHELD, 1997). En ausencia de pastoreo, el establecimiento de las matas de pastos altos promueve la acumulación de materia orgánica y suelo, lo que al combinarse con procesos de microescurrimiento aumentaría la microheterogeneidad (GIBSON, 1988A; HOOK *ET AL.*, 1991). Entonces, el pastoreo continuo actuaría evitando que se manifieste el control de las plantas sobre las condiciones microambientales, reduciendo la asociación vegetación-ambiente en escalas de gran detalle (ADLER Y LAUENROTH, 2000).

Conclusiones

Los patrones de heterogeneidad observados en el pastizal estudiado son consistentes con el modelo planteado en la Figura 1. La variabilidad de la composición florística mostró una fuerte covariación espacial con el principal gradiente ambiental en la escala de paisaje, mientras que la asociación vegetación-ambiente se hizo más débil a medida que se redujo la escala de observación para evaluar la heterogeneidad en las escalas de comunidad y parche. La topografía y la salinidad del suelo, que son los principales factores determinantes de la heterogeneidad en el paisaje (BURKART *ET AL.*, 1990; BATISTA Y LEÓN, 1992; PERELMAN *ET AL.*, 2001), no presentaron una asociación fuerte con la heterogeneidad interna de la comunidad. Este resultado apoya la idea de que el grado de correspondencia entre la composición florística y diferentes variables abióticas cambia con la escala espacial de observación (REED *ET AL.*, 1993).

El pastoreo redujo la heterogeneidad vegetal en las tres escalas consideradas. Este proceso de "homogeinización biótica" (MCKINNEY Y LOCKWOOD, 2001) está relacionado con la colonización generalizada del pastizal por una flora diversa de especies oportunistas, muchas de ellas exóticas, que ocupan los micrositios creados por el impacto del pastoreo continuo sobre el canopeo herbáceo. Los datos disponibles permitieron, además, un análisis preliminar de

la influencia del pastoreo sobre las relaciones vegetación-ambiente en distintas escalas (Fig. 2). El pastoreo modificó el grado de asociación entre la heterogeneidad del pastizal y los factores abióticos en las tres escalas de análisis. Sin embargo, los resultados sugieren que el efecto del pastoreo sobre las relaciones vegetación-ambiente no cambia en forma lineal con la escala espacial de observación (Fig. 2c). El pastoreo pareció reducir la fuerza de la asociación entre la heterogeneidad vegetal y los factores ambientales en las escalas de paisaje y parche, mientras que aumentó la correlación espacial entre la composición florística y las propiedades del suelo en la escala de comunidad.

Este patrón no lineal de respuesta al pastoreo reflejaría la interacción entre el grado de influencia que ejercen las plantas sobre su entorno y el grano del mosaico ambiental subyacente (Belsky, 1983, 1986). Las especies pueden tener un efecto marcado sobre el hábitat y el diseño espacial de la vegetación a escala pequeña (Greig-Smith, 1979; Wiens, 1989). Ese efecto depende en gran medida del tamaño individual de las plantas (Watt, 1947; Tilman, 1982; Huston y DeAngelis, 1994). El pastoreo evita que se manifiesten las interacciones entre plantas vecinas debido al menor desarrollo de la biomasa individual, lo cual aumentaría la respuesta de las especies a la variación ambiental dentro de la comunidad. En cambio, a escalas más finas correspondientes al tamaño individual de las especies dominantes, la heterogeneidad microambiental estaría bajo la influencia directa de las plantas (Hook *et al.*, 1991; Huston y DeAngelis, 1994). Esta influencia se haría mucho más evidente cuando se relaja la presión de pastoreo sobre la vegetación.

Agradecimientos

Agradezco a Rolando León, mi director de Maestría, por su continuo apoyo e invalorable contribución al desarrollo de las ideas aquí presentadas. Este trabajo tomó forma a partir de discusiones que mantuve con José Facelli y Willie Batista. Colaboraron en la obtención de datos a campo Marina Omacini, Diana Mauhourat y Jorge Brum. Los comentarios de Peter Adler y José Paruelo ayudaron a mejorar el manuscrito final. El proyecto fue financiado por el Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET).

Bibliografía

-ACKER, S.A. 1990. Vegetation as a component of a non-nested hierarchy: a conceptual model. *Journal of Vegetation Science* 1: 683-690.

-ADLER, P.B.; D.A. RAFF and W.K. LAUENROTH. 2001. The effect of grazing on the spatial heterogeneity of vegetation. *Oecologia* 128: 465-479.

-ADLER, P.B. and W.K. LAUENROTH. 2002. Livestock exclusion increases the spatial heterogeneity of vegetation in Colorado shortgrass steppe. *Applied Vegetation Science* 3: 213-222.

-ALLEN, T.F.H. and T.B. STARR. 1982. Hierarchy: perspectives for ecological complexity. The University of Chicago Press, Chicago and London. 310 pp

-ALLEN, T.F.H.; R.V. O'NEILL and T.W. HOEKSTRA. 1984. Interlevel relations in ecological research and management: Some working principles from hierarchy theory. Rocky Mountain Forest and Range Experiment Station. Technical Report RM-110, Fort Collins, Co.

-AUERBACH, M. and A. SHMIDA. 1987. Spatial scale and the determinants of plant species richness. *Trends in Ecology and Evolution* 2: 238-242.

-BATISTA, W.B. y R.J.C. LEÓN. 1992. Asociación entre comunidades vegetales y algunas propiedades del suelo en el centro de la Depresión del Salado. *Ecologia Austral* 2: 47-55.

-BELSKY, A.J. 1983. Small-scale pattern in grassland communities in the Serengeti National Park, Tanzania. *Vegetatio* 55: 141-151.

-BELSKY, A.J. 1986. Population and community processes in a mosaic grassland in the Serengeti, Tanzania. *Journal of Ecology* 74: 841-856.

-BELSKY, A.J. 1988. Regional influences on small-scale vegetational heterogeneity within grasslands in the Serengeti National Park, Tanzania. *Vegetatio* 74: 3-10.

-BENGTSSON, J.; K. ENGELHARDT; P. GILLER; S. HOBBIE; D. LAWRENCE; J. LEVINE; M. VILÀ and V. WOLTERS 2002. 'Slippin' and 'slidin' between the scales: the scaling components of biodiversity-ecosystem functioning relations. *En:* Loreau, M.; S., Naeem and P., Inchausti (eds.), Biodiversity and ecosystem functioning: synhtesis and perspectives. Oxford University Press, Oxford. p. 209-220.

-BURKART, S.E.; R.J.C. LEÓN y C.P. MOVIA. 1990. Inventario fitosociológico del pastizal de la Depresión del Salado (Prov. Bs. As.) en un área representativa de sus principales ambientes. *Darwiniana* 30: 27-69.

-CHANETON, E.J. 1995. Heterogeneidad espacial de la vegetación en diferentes escalas: influencia de las condiciones ambientales y del pastoreo en un pastizal de la Pampa Deprimida. Tesis de Magister Scientiae, Facultad de Agronomía. UBA. 132 pp.

-CHANETON, E.J. and J.M. FACELLI. 1991. Disturbance effects on plant community diversity: spatial scales and dominance hierarchies. *Vegetatio* 93: 143-155.

-CHANETON, E.J.; J.H. LEMCOFF and R.S. LAVADO. 1996. Nitrogen and phosphorus cycling in grazed and ungrazed plots in a temperate subhumid grassland in Argentina. *Journal of Applied Ecology* 33: 291-302.

-CHANETON, E.J.; S.B. PERELMAN; M. OMACINI and R.J.C. LEÓN. 2002. Grazing, environmental heterogeneity, and alien plant invasions in temperate pampa grasslands. *Biological Invasions* 4: 7-24.

-CID, M.S. and M.A. BRIZUELA. 1998. Heterogeneity in tall fescue pastures created and sustained by cattle grazing. *Journal of Range Management* 51: 644-649.

-COFFIN, D.P. and W.K. LAUENROTH. 1988. The effects of disturbance size and frequency on a shortgrass plant community. *Ecology* 69: 1609-1617.

-COLLANTES, M.B.; M. KADE; C. MYACZYNSKI y C. SANTANATOGLIA. 1988. Distribución de especies en función de factores edáficos en un pastizal natural de la Depresión del Río Salado (Pcia. Buenos Aires, Argentina). *Stvdia Oecologica* 5: 77-93.

-CRAWLEY, M.J. and J.E. HARRAL. 2001. Scale dependence in plant biodiversity. *Science* 291: 864-868.

-DARWIN, C. 1893. Journal of researches into the geology and natural history of the various countries visited by H.M.S. Beagle. Henry Colburn, London.

-DAY, T. A. and J.K. DETLING. 1990. Grassland patch dynamics and herbivore grazing preference following urine deposition. *Ecology* 71: 180-188.

-DIX, R.L. and F.E. SMEINS. 1967. The prairie, meadow, and marsh vegetation of Nelson county, North Dakota. *Canadian Journal of Botany* 45: 21-58.

-FACELLI, J.M. 1988. Response to grazing after nine years of cattle exclusion in a Flooding Pampa grassland, Argentina. *Vegetatio* 78: 21-25.

-FACELLI, J.M. and A.M. TEMBY. 2002. Multiple effects of shrubs on annual plant communities in arid lands of South Australia. *Austral Ecology* 27: 422-432.

-GAUCH, H.G. Jr. 1982. Multivariate analysis in community ecology. Cambridge Univ. Press. Cambridge.

-GHERSA, C.M.; M.A. MARTÍNEZ-GHERSA y R.J.C. LEÓN. 1998. Cambios en el paisaje pampeano y sus efectos sobre los sistemas de soporte de la vida. *En:* O.T. Solbrig y L., Vainesman (eds.), Hacia una agricultura productiva y sostenible en la pampa. Ed. Harward University-CPIA, Buenos Aires. 38-71.

-GIBSON, D.J. and L.C. HULBERT. 1987. Effects of fire, topography and year to year climatic variation on species composition in tallgrass prairie. *Vegetatio* 72: 175-185.

-GIBSON, D.J. 1988a. The maintenance of plant and soil heterogeneity in dune grassland. *Journal of Ecology* 76: 497-508.

-GIBSON, D.J. 1988b. The relationship of sheep grazing and soil heterogeneity to plant spatial patterns in dune grassland. *Journal of Ecology* 76: 233-252.

-GLEASON, H.A. 1926. The individualistic concept of the plant association. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 53: 7-26.

-GLENN, S.M.; S.L. COLLINS and D.J. GIBSON. 1992. Disturbances in tallgrass Prairie - local and regional effects on community heterogeneity. *Landscape Ecology* 7: 243-251.

-GREIG SMITH, P. 1979. Pattern in vegetation. *Journal of Ecology* 67: 755-779.

-GRUBB, P.J. 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Reviews* 52: 107-145.

-HANLEY, M.E.; M. FENNER and P.J. EDWARDS. 1996. The effect of mollusc grazing on seedling recruitment in artificially created grassland gaps. *Oecologia* 106: 240-246.

-HOBBS, R.J. and H.A. MOONEY. 1991. Effects of rainfall variability and gopher disturbance on serpentine annual grassland dynamics. *Ecology* 72: 59-68.

-HOOK, P.B.; I.C. BURKE and W.K. LAUENROTH. 1991. Heterogeneity of soil and plant N and C associated with individual plants and openings in North American shortgrass steppe. *Plant and Soil* 138: 247-256.

-HOOPES, M.F. and L.M. HALL. 2002. Edaphic factors and competition affect pattern formation and invasion in a California grassland. *Ecological Applications* 12: 24-39.

-HUSTON, M.A. 1994. Biological diversity: the coexistence of species on changing landscapes. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

-HUSTON, M.A. and D.L. DEANGELIS. 1994. Competition and coexistence: the effects of resource transport and supply rates. *American Naturalist* 144: 954-977.

-JOBBAGY, E.G.; J.M. PARUELO and R.J.C. LEÓN. 1996. Vegetation heterogeneity and diversity in flat and mountain landscapes of Patagonia (Argentina). *Journal of Vegetation Science* 7: 599-608.

-JONGMAN, R.H.G.; C.J.F. TER BRAAK and O.F.R. Van TONGEREN. 1987. Data analysis in community and landscape ecology. Pudoc, Wageningen, Holanda.

-KNAPP, A.K.; J.M. BLAIR; J.M. BRIGGS; S.L. COLLINS; D.C. HARTNETT; L.C. JOHNSON and E.G. TOWNE. 1999. The keystone role of bison in North American tallgrass prairie. *Bioscience* 49: 39-50.

-KOLASA, J. and C.D. ROLLO. 1991. Introduction: the heterogeneity of heterogeneity: a glossary. *En:* J. Kolasa and S.T.A. Pickett (eds.), Ecological heterogeneity. Springer-Verlag, New York. 1-23.

-LAVADO, R.S. and M.A. TABOADA. 1987. Soil salinization as an effect of grazing in a native grassland soil in the Flooding Pampa of Argentina. *Soil Use and Management* 3: 143-148.

-LEVIN, S.A. 1992. The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology* 73: 1943-1967.

-LOREAU, M. 2000. Are communities saturated? On the relationship between α, β and γ diversity. *Ecology Letters* 3: 73-76.

-MACK, R.N. and J.N. THOMPSON. 1982. Evolution in steppe with few large, hooved mammals. *American Naturalist* 119: 757-773.

-MAGURRAN, A.E. 1988. Ecological diversity and its measurement. Princeton Univ. Press, Princeton, NJ.

-McKINNEY, M.L. and J.L. LOCKWOOD. 1999. Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. *Trends in Ecology and Evolution* 14: 450-453.

-McNAUGHTON, S.J. 1983. Serengeti grassland ecology: the role of composite environmental factors and contingency in community organization. *Ecological Monographs* 53: 291-320.

-MILCHUNAS, D.G.; O.E. SALA and W.K. LAUENROTH. 1988. A generalized model of the effects of grazing by large herbivores on grassland community structure. *American Naturalist* 132: 87-106.

-MILCHUNAS, D.G.; W.K. LAUENROTH; P.L. CHAPMAN and M.K. KAZEMPOUR. 1989. Effects of grazing, topography, and precipitation on the structure of a semiarid grassland. *Vegetatio* 80: 11-23.

-MILCHUNAS, D.G. and W.K. LAUENROTH. 1989. Three-dimensional distribution of plant biomass in relation to grazing and topography in the shortgrass steppe. *Oikos* 55: 82-86.

-MILCHUNAS, D.G. and I. NOY-MEIR. 2002. Grazing refuges, external avoidance of herbivory and plant diversity. *Oikos* 99: 113-130.

-OLFF, H. and M.E. RITCHIE. 1998. Effects of herbivores on grassland plant diversity. *Trends in Ecology and Evolution* 13: 261-265.

-O'NEILL, R.V.; D.L. DEANGELIS; J.B. WAIDE and T.F.H. ALLEN. 1986. A hierarchical concept of ecosystems. Princeton Univ. Press, Princeton, NJ.

-PARUELO, J.M. and W.K. LAUENROTH. 1996. Relative abundance of plant functional types in grasslands and shrublands of north america. *Ecological Applications* 6: 1212-1224.

-PERELMAN, S.B.; R.J.C. LEÓN and M. OESTERHELD. 2001. Cross-scale vegetation patterns of Flooding Pampa grasslands. *Journal of Ecology* 89: 562-577.

-PICKETT, S.T.A.; J. KOLASA; J.J. ARMESTO and S.L. COLLINS. 1989. The ecological concept of disturbance and its expression at various hierarchical levels. *Oikos* 54: 129-136.

-PLATT, W.J. 1975. The colonization and formation of equilibrium plant species associations on badger disturbances in a tall-grass prairie. *Ecological Monographs* 45: 285-305.

-REED, R.A.; R.K. PEET; M.W. PALMER and P.S. WHITE. 1993. Scale dependence of vegetation-environment correlations-a case study of a North-Carolina Piedmont woodland. *Journal of Vegetation Science* 4: 329-340.

-RICKLEFS, R.E. and D. SCHLUTER. 1993 (eds). Species diversity in ecological communities. University of Chicago Press, Chicago and London.

-RUSCH, G.M. and M. OESTERHELD. 1997. Relationship between productivity, and species and functional group diversity in grazed and non-grazed pampas grassland. *Oikos* 78: 519-526.

-SAFFORD, H.D. and S.P. HARRISON. 2001. Grazing and substrate interact to affect native vs. exotic diversity in roadside grasslands. *Ecological Applications* 11: 1112-1122.

-SALA, O.E.; M. OESTERHELD; R.J.C. LEON and A. SORIANO. 1986. Grazing effects upon plant community structure in subhumid grasslands of Argentina. *Vegetatio* 67: 27-32.

-SALA, O.E.; W.J. PARTON; L.A. JOYCE and W.K. LAUENROTH. 1988. Primary production of the central grassland region of the United States. *Ecology* 69: 40-45.

-SCHIMEL, D.; M.A. STILLWELL and R.G. WOODMANSEE. 1985. Biogeochemistry of C, N, and P in a soil catena of the shortgrass steppe. *Ecology* 66: 276-282.

-SENFT, R.L.; M.B. COUGHENOUR; D.W. BAILEY; L.R. RITTENHOUSE; O.E. SALA AND D.M. SWIFT. 1987. Large herbivore foraging and ecological hierarchies. *Bioscience* 37: 789-799.

-SHMIDA, A. and M.V. WILSON. 1985. Biological determinants of species diversity. *Journal of Biogeography* 12: 1-20.

-SRIVASTAVA, D. S. and R. L. JEFFERIES. 1995. Mosaics of vegetation and soil salinity: a consequence of goose foraging in an arctic salt marsh. *Canadian Journal of Botany* 73: 75-83.

-STEINAUER, E.M. and S.L. COLLINS. 1995. Effects of urine deposition on small-scale patch structure in prairie vegetation. *Ecology* 76: 1195-1205.

-STERLING, A.; B. PECO; M.A. CASADO; E.F. GALIANO and F.D. PINEDA. 1984. Influence of microtopography on floristic variation in the ecological succession in grassland. *Oikos* 42: 334-342.

-THOMPSON, L.; C.D. THOMAS; J.M.A. RADLEY; S. WILLIAMSON and J.H. LAWTON. 1993. The effects of earthworms and snails in a simple plant community. *Oecologia* 95: 171-178.

-TILMAN, D. 1982. Resource competition and community structure. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.

-TURNBULL, L.A.; D. COOMES; A. HECTOR and M. REES. 2004. Seed mass and the competition / colonization trade-off: competitive interactions and spatial patterns in a guild of annual plants. *Journal of Ecology* 92: 97-109.

-URBAN, D.L.; R.V. O'NEILL and H.H. SHUGART. 1987. Landscape ecology. *Bioscience*, 37: 119-127.

-WATT, A.S. 1947. Pattern and process in the plant community. *Journal of Ecology* 35: 1-22.

-WHITTAKER, R.H. 1977. Evolution of species diversity in land communities. *Evolutionary Biology* 10: 1-67.

-WIENS, J.A. 1976. Population responses to patchy environments. *Annual Review of Ecology and Systematics* 7: 81-120.

-WIENS, J.A. 1989. Spatial scaling in ecology. *Functional Ecology* 3: 385-397.

-ZOBEL, M. 1997. The relative role of species pools in determining plant species richness: an alternative explanation of species coexistence? *Trends in Ecology and Evolution* 12: 266-269.